イソカニムシにおける胚および幼生の哺育の様式ならびに哺育段階について*

牧 岡 俊 樹

筑波大学 下田臨海実験センター
(〒415 下田市5丁目10—1)

Synopsis

MAKIOKA, Toshiki (Shimoda Marine Research Center, The University of Tsukuba, Shimoda, Shizuoka, Japan): The mode of breeding for the embryos and larvae and the breeding stages in the pseudoscorpion, *Garypus japonicus* BEIER. *Acta arachnol.*, **27**: 185-197 (1977).

Six stages of breeding for the embryos and larvae in *Garypus japonicus* were described in order. The breeding phenomenon was studied anatomically and histologically from the viewpoint of a nutritive connection between the mother and the embryos or larvae. The nutritive connection seemed to consist of three processes, *viz.* the secretion of the nutritive fluid from the ovarian epithelial cells into the ovarian lumen, the transportation of the fluid from the lumen into the brood sac, and the ingestion of the fluid by the embryos and larvae in the brood sac. Although these three processes progressed in different sites and by different manners, some functional and periodical correspondences were found both between the secretory and the transportating processes and between the transportating and the ingesting processes. Hence, the transportating process was regarded as connecting functionally and periodically the other two processes and effectuating the nutritive connection in *G. japonicus*. Based mainly on these correspondences, the six stages of breeding were able to be established.

カニムシ類の胚および幼生は，母虫生殖門外に形成される粘液性の育嚢中で発生し，母虫卵巣から一種の栄養液の供給を受ける．このような哺育の様式は，胚期に卵外からの栄養を受け入れる点で胎生に類似しているが，また一方，生殖門外に産み出された胚および幼生が，母体であらかじめ作られた栄養液を与えられる点ではむしろ哺乳に類似しているとも言える．

カニムシ類におけるこのような哺育現象についてのべた報告は少なくないが，その多くは発生学の観点から胚および幼生における現象をとり上げたもので (METSCHNIKOFF, 1871; BARROIS, 1896; KEW, 1929; WEYGOLDT, 1962, 1964a, b, 1965, 1966, 1968, 1969, 1970)，哺育現象を主題として，母虫と胚または幼生の両方について行なわれた研究はわずかである (LUBBOCK, 1861; VACHON, 1938; MAKIOKA, 1968)．このため，母虫における現象および母虫と胚または幼生の間の関係については，基礎的な記載さえも十分とは言えない．

筆者は先に，イソカニムシ *Garypus japonicus* の哺育現象において，卵黄と栄養液の組織化学的性質

---

* 筑波大学下田臨海実験センター業績．No. 315

の比較から栄養供給の生物学的意義を研究した際に，栄養供給様式の変化にもとづいて哺育段階の設定をこころみた (MAKIOKA, 1968). しかるに，そこでは各哺育段階の経過日数および母虫卵巣と育嚢の代表的な形態を模式図に示したのみで，各哺育段階およびその設定の根拠に関する記述は省略した. 故に本報では，イソカニムシの哺育段階に関する先報で省かれた部分を新たに記述するとともに，イソカニムシの場合を例として，栄養形成の場と摂取の場が離れている系での栄養供給が成立する機構について若干の考察をこころみた. これによって，カニムシ類独自の哺育現象を母虫と胚または幼生との栄養連絡の一型として理解し，栄養連絡の他の型，たとえば胎生や哺乳，さらには一般の卵生動物における卵黄形成現象などと比較するための基礎を作ろうとするものである.

材料と方法

ここで用いられたイソカニムシ *Garypus japonicus* BEIER の雌成体は，1962—1967年および1970—1975年の6—8月の間に，伊豆半島下田および三浦半島長者ケ崎の海岸から採集され，実験室内で産卵し，哺育を開始したものである. これらの一部は，哺育の全過程を通じて，母虫および胚または幼生の外部形態と行動を観察された. 観察は，糸製の哺育巣を作りはじめた個体を，カバーグラスとケント紙の紙筒で作られた人工哺育巣 (Fig. 1) に移し，以後継続して実体顕微鏡下で行なわれた. 残りの個体は哺育開始後の日数別に順次解剖され，卵巣および育嚢はそれぞれ必要な測定や観察の後に，あるいは直ちに固定され，常法にしたがって厚さ 5–10 μm のパラフィン連続切片または厚さ 10–15 μm の凍結切片とされた. 組織の固定および切片の染色に用いられた方法は Table 1 に要約されている.

Table 1. Staining and fixating methods used in the present study

Staining	Fixation
Histological Stains	
HEIDENHEIN's azan	Susa
HEIDENHEIN's iron hematoxylin	Susa
GOMORI's chromhematoxylin-phloxine	BOUIN or Susa
MAYER's acid hematoxylin	BOUIN or Susa
Histochemical Stains *	
For Proteins	
Merculic bromphenol blue (MAZIA *et al.*, 1953)	BOUIN or Susa
Alloxan-Schiff (YASUMA & ICHIKAWA, 1953)	BOUIN or Susa
For Lipids	
Sudan black B (LISON, 1960)	10% neutral buffered formol
Nile blue sulfate (LISON, 1960)	10% neutral buffered formol
For polysaccharides	
Periodic acid-Schiff (McMANUS, 1948)	GENDRE (cold)
For Nucleic Acids	
Methyl green-pyronine (LISON, 1960)	CARNOY
Ribonuclease test (SENO *et al.*, 1966)	CARNOY

*: Histochemical nature of the secretory materials was described in the previous paper (MAKIOKA, 1968).

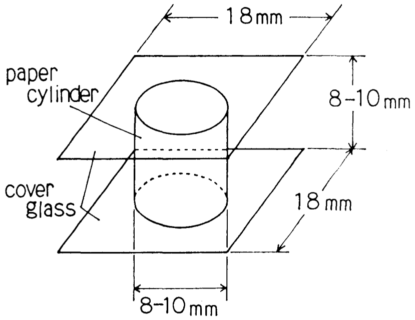

Fig. 1. An artificial brood nest for *Garypus japonicus*, consisting of two pieces of cover glass and a paper cylinder. A female which begins to construct the natural brood nest is removed into this artificial nest and observed under a stereomicroscope during the breeding period.

観察結果

イソカニムシの胚および幼生の哺育は哺育巣の作成からはじまる．哺育巣は直径•高さとも 8–10 mm の円筒状で，紡績腺の分泌物である細い糸を重ね合わせて作られる．雌はこの中にとじこもり，やがて産卵し，ひき続き胚および幼生の哺育ならびに幼生の保育を行なう．以下にのべる哺育段階は，生体の外部観察によって容易に認め得る栄養液供給様式および発生様式の顕著な変化を指標として区切られたものである．なお，各哺育段階の全容は Table 2 に要約されている．

1. 哺育第1段階

哺育巣作成開始から産卵直前までの約7日間である．産卵前なので厳密には哺育の前段階であるが，卵巣上皮細胞ではこの時期に栄養物質の分泌活動がはじまるので，ここではこの時期を哺育第1段階とする．

哺育巣作成の開始から完成までの約3日間の卵巣は，哺育巣作成開始前 (Fig. 2–A) にくらべて外観上特に顕著な変化を認め難い．しかるに組織学的には，卵巣上皮細胞が明らかに肥大しはじめており (Fig. 3–1)，核の大きさの増加および核と細胞質* の好塩基性の増加が認められる．哺育巣の完成から産卵までの約4日間に，卵巣の外観は著しく変化する．細く透明であった卵巣幹部は肥大し (Fig. 2–B)，白濁する．この白濁は主として，蛋白質を含む分泌顆粒 (Type I 顆粒)** および燐脂質を含む分泌顆粒 (Type II 顆粒) が卵巣上皮細胞の細胞質中に急速に増加することによって生じる．しかしながら，この時期の卵巣腔中には栄養液はまだ出現しない．

産卵間近な大型の卵母細胞 (直径約 300 μm) は，卵巣幹部から左右に突出するそれぞれの卵柄上にある．産卵時に，これらの卵母細胞は卵柄腔を通って卵巣腔に入り，続いて輸卵管を経て産み出される．成熟分裂と精子の侵入は産卵時に行なわれる．

---

* 細胞質の好塩基性は RNA の増加による．

** 分泌顆粒の類別およびそれらの組織化学的性質は MAKIOKA (1968) による．

Table 2. Breeding stages in *Garypus japonicus*

Stage	Duration (Days)*			
	Max.	Min.	Mean	
				Beginning of brood nest formation by a female
1	10	5	7	EC begin to grow with intracellular secretion of SG–1 & 2.
				Oviposition (Formation of BS)
2	3	3	3	EC are growing with formation of SG–1 & 2 which are gradually released into OL (NF–1). Embryos develop into 8 cell-stage by total-equal cleavages.
				8–16 cell-stage of embryos
3	8	6	7	EC grow into the maximum size in which secretory materials turn from SG–1 & 2 into SG–3. SG–1 & 2 are also released gradually and completely into OL. NF–1 is transported into BS through this stage and ingested by serosa of embryos.
				Rapid transportation of remaining NF–1 from OL into BS
4	1	1	1	Embryos ingest directly NF–1 together with liquefied serosa through sucking mouth. EC decrease in size with continuous release of SG–3 into OL (NF–2). No NF–2 is transported into BS.
				Hatching of embryos
5	1	1	1	EC become deflated with release of SG–3 into OL. NF–2 accumulates in OL without transportation.
				Rapid transportation of whole NF–2 from OL into BS
6	18	14	16	Larvae ingest NF–2 through sucking mouth. EC become reduced. No more nutritive connection between mother and larvae occurs. Finally, larvae transform into 1st instar nymphae (protonymphae) and leave BS.
				Dispersion of protonymphae from brood nest

BS: brood sac, EC: ovarian epithelial cells, NF–1: nutritive fluid of Phase I, NF–2: nutritive fluid of Phase II, OL: ovarian lumen, SG–1 & 2: secretory granules of Types I and II, SG–3: secretory granules of Type III. *: at a temperature of 25±2°C. Nutritive materials were named in the previous paper (MAKIOKA, 1968).

2. 哺育第2段階

産卵に続く約3日間である.

産卵の数時間前に，雌の第2および第3腹板の間に開く生殖門から一対の小突起（生殖肢）が粘液滴に包まれて顔を出す. 産卵時には，腹部背腹筋の急激な収縮運動によって，一対の生殖肢の間から20—28個の卵が粘液滴中に産み出される. 粘液滴は卵を含んでふくらみ，数時間後にその表面が乾燥してうすい膜，すなわち育嚢の壁となる. 卵は多孔質のうすい卵膜に包まれ，白く輝く多数の油滴でみたされている. 育嚢の中心部には生殖肢が挿入されているので，卵はそのまわりに一層にならび，互いに

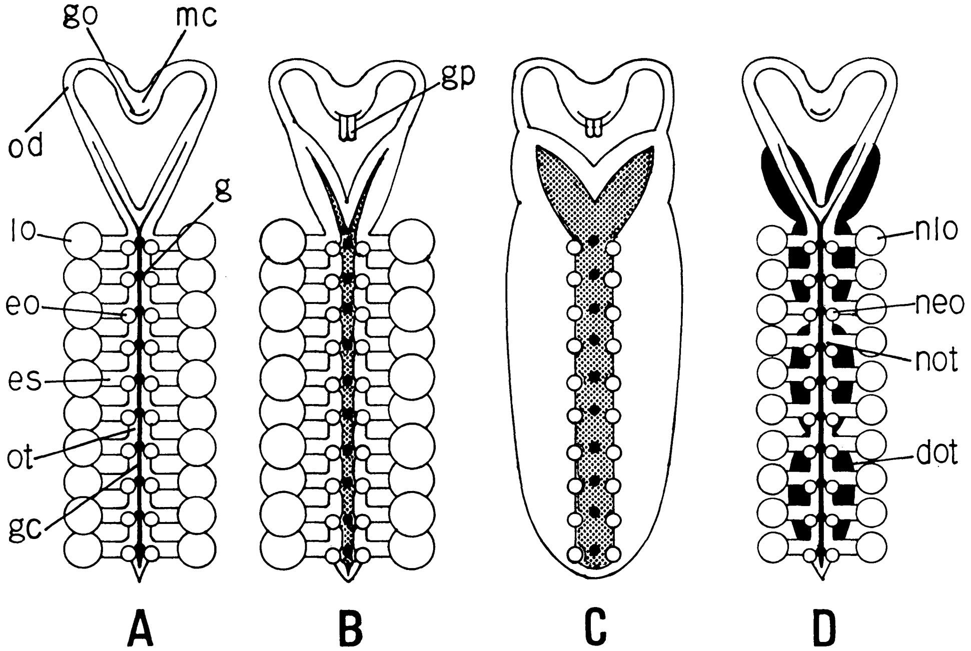

Fig. 2. A schematic representation on a change in external features of the ovary (ventral view) in *Garypus japonicus* during the breeding period.

A: The ovary before Stage 1 (in the preparatory phase; MAKIOKA, 1976). Before the secretion of nutritive materials.

B: The ovary in Stage 1. Just before the oviposition. The ovarian trunk is swelling with the secretion of nutritive materials in the ovarian epithelial cells.

C: The ovary in Stage 3. The ovarian trunk is swollen into the maximum size with the nutritive materials in ovarian epithelium and in ovarian lumen.

D: The ovary in Stage 6. The old ovarian trunk becomes deflated with the last extrusion of the nutritive materials into the brood sac and turns to degeneration. The new ovarian trunk develops from the germinal cord. Oocytes begin to grow on their stalks.

dot: degenerating ovarian trunk, eo: early vitellogenic oocyte, es: egg stalk, g: germarium, gc: germinal cord, go: genital opening, gp: gonopodium, lo: late vitellogenic oocyte, mc: median chamber of oviduct, neo: new early vitellogenic oocyte, nlo: new late vitellogenic oocyte, not: new ovarian trunk, od: oviduct, ot: ovarian trunk.

押し合って多面体状の外観を呈する．

卵巣上皮細胞は肥大し続け，この時期の終りには体積比にして最大時のほゞ80％の大きさ（高さ約200 μm，幅約40 μm）に達する．細胞の核はこの時期の終りに最大の大きさ（直径約40 μm）になる．この時期を通じて核は細胞の卵巣腔側の端に位置している (Fig. 3–2)．細胞質は Types I および II の分泌顆粒でみたされ，また強い好塩基性（RNA による）を示す．卵巣腔中には，上記の両分泌顆粒と同じ染色性を示す栄養液 (Phase I 液：MAKIOKA, 1968) が出現する．

卵割は全等割ではじまり，産卵後3日目に等大の8割球ができる．育嚢中にはまだ栄養液は出現しない．

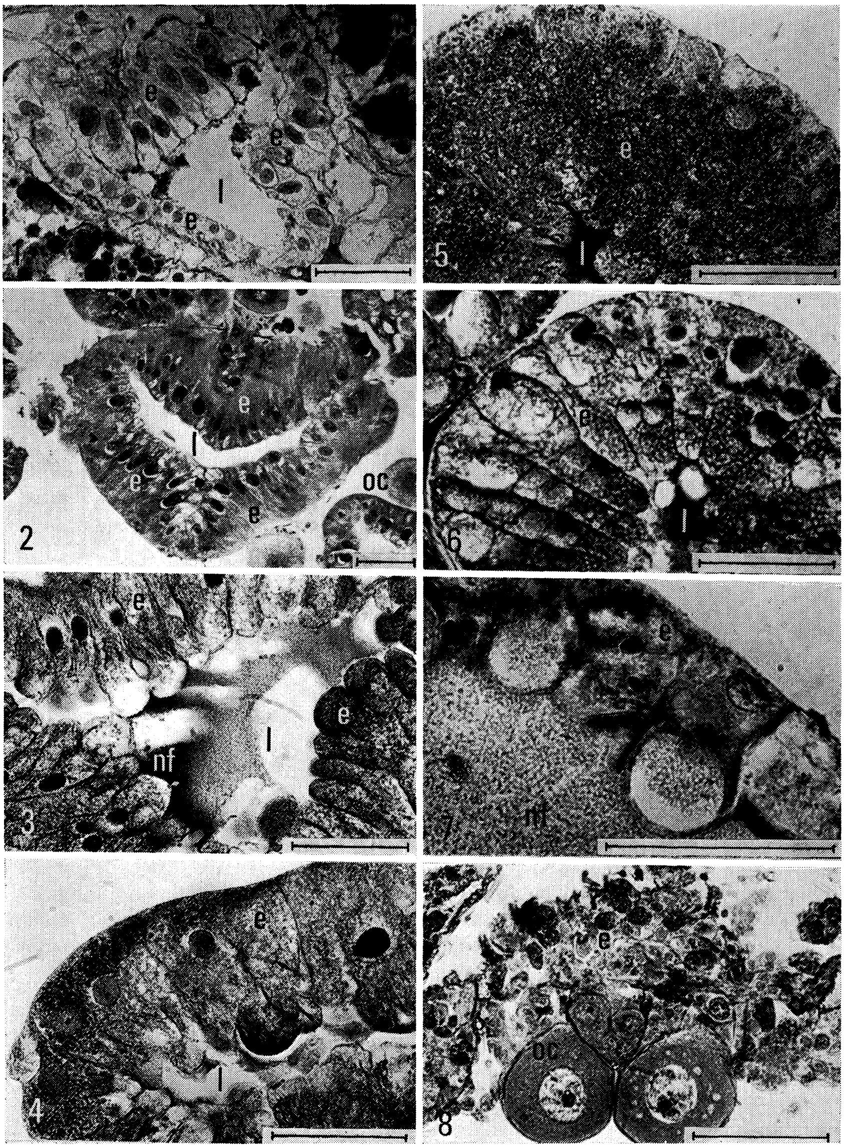

Fig. 3. Formation of the nutritive fluid by ovarian epithelial cells in *Garypus japonicus*.

1: Stage 1. Ovarian epithelial cells begin to swell. Susa-Azan.

2: Stage 2. Ovarian epithelial cells are continuously swelling. Cytoplasm is basophilic. BOUIN-HE.

3: Early Stage 3. Cytoplasm is filled with fine secretory granules (Type I). Nutritive fluid of Phase I is accumulated in ovarian lumen. Susa-Azan.

4: Middle Stage 3. Larger secretory granules (Type III) occur in the cytoplasm against the body cavity. Susa-Azan.

3. 哺育第3段階

第2段階に続く約7日間である．栄養液はこの時期を通じて卵巣腔から育嚢へゆるやかに継続的に送られる．産卵時以来育嚢に挿入されていた生殖肢は，この時期の終りに急に収縮して生殖門内に引込み，そのまま退化する．

卵巣上皮細胞はこの時期の中頃に最大の大きさ（高さ約 250 μm，幅約 40 μm）になる．核はわずかずつ大きさを減じながらしだいに細胞の卵巣腔側の端から体腔側の端にむかって移動する (Fig. 3-3〜5)．細胞質は好塩基性にとみ（RNA による），はじめ Types I および II の分泌顆粒でみたされている (Fig. 3-3) が，この時期の中頃に糖蛋白質を主として含む新たな分泌顆粒（Type III 顆粒）が細胞の体腔側に出現し (Fig. 3-4)，しだいに大きさを増しながら細胞質全域にひろがる (Fig. 3-5)．この時期の終りには，細胞の大きさは最大時よりやゝ小さく（高さ約 220 μm，幅約 40 μm），細胞質中の分泌顆粒はほとんど Type III 顆粒だけになる．この顆粒の生時の色調は黄色で，このため卵巣の外観は黄色味をおびてくる．卵巣腔はこの時期を通じて，糖蛋白質を含まぬ栄養液（Phase I 液）でみたされており，その一部が育嚢へ送られ続けているにもかかわらず，ゆるやかに拡張を続けている．このような栄養物質の蓄積のために，卵巣全体の大きさおよび重さはこの時期の終りに最大となる (Figs. 2-C および 5)．この時期は，腹部背腹筋の急激な収縮運動によって，卵巣腔中のすべての Phase I 液が急速に育嚢に送られることによって終る．

産卵後4日目におこる第4卵割は不等割で，油滴を含まぬ8個の小割球がはじめて出現する (Fig. 4-1)．続いて小割球はさかんに増殖し，その一部は卵膜に接してきわめて粗に一層にならび，胚膜 (serosa) を作る．残りの小割球は8個の大割球をとりまいて胞胚細胞層を形成する．産卵後5日目には胚膜は細胞境界を失ってシンシチウムとなる．産卵後4日目の終りにはじめて Phase I の栄養液が育嚢中に出現する．この液は無色透明で若干粘性があり，卵巣腔中の Phase I 液と同様の染色特性を示す．以後この時期を通じて育嚢はこの液体でみたされている．胚膜は，この栄養液をおそらく飲細胞運動によって摂取し，貯え，しだいに厚くなる (Fig. 4-2)．うすい卵膜は多孔質で，栄養液は自由に卵膜を通過すると考えられる．この時期の終りに，栄養液を貯えて厚くなった胚膜は溶解して液化する (Fig. 4-3)．大割球はその後分裂せず，細胞境界を失って1個の中央油滴塊となる．産卵後8日目には口陥が生じ，口陥を中心に吸収用口器の形成が急速に進む．同時に神経節原基，付属肢原基など外胚葉性器官の形成が進行し，幼生の形に近づいてゆく．この時期の終りには吸収用口器が完成し，直ちに吸収運動をはじめてまず液化した胚膜を，続いて育嚢中の free の栄養液を吸収する．

吸収用口器は口陥とその前方に生じる外胚葉性の筋肉列および口陥の後側に生じるクチクラ板から成る．筋肉列の収縮によって口陥が開き，栄養物質は口陥に流入し，さらに開いている口陥の奥端を通って直接胚体内に入り，中央油滴塊の油滴と混在する．

5: Late Stage 3. Cytoplasm is filled with Type III-granules which are agglutinating into large granules in various sites of cytoplasm. Susa-Azan.

6: Stage 4. Cytoplasm is filled with large Type III-granules. Susa-IH.

7: Stage 5. Large Type III-granules are released into ovarian lumen and ovarian epithelial cells become deflated. Ovarian lumen is filled with nutritive fluid of Phase II. Susa-IH.

8: Early Stage 6. A contracted ovary after extrusion of nutritive fluid from ovarian lumen into brood sac. Susa-Azan.

e: ovarian epithelium, l: ovarian lumen, nf: nutritive fluid, oc: oocyte, HE: hematoxylin-eosin, IH: iron hematoxylin. scale: 100 μm.

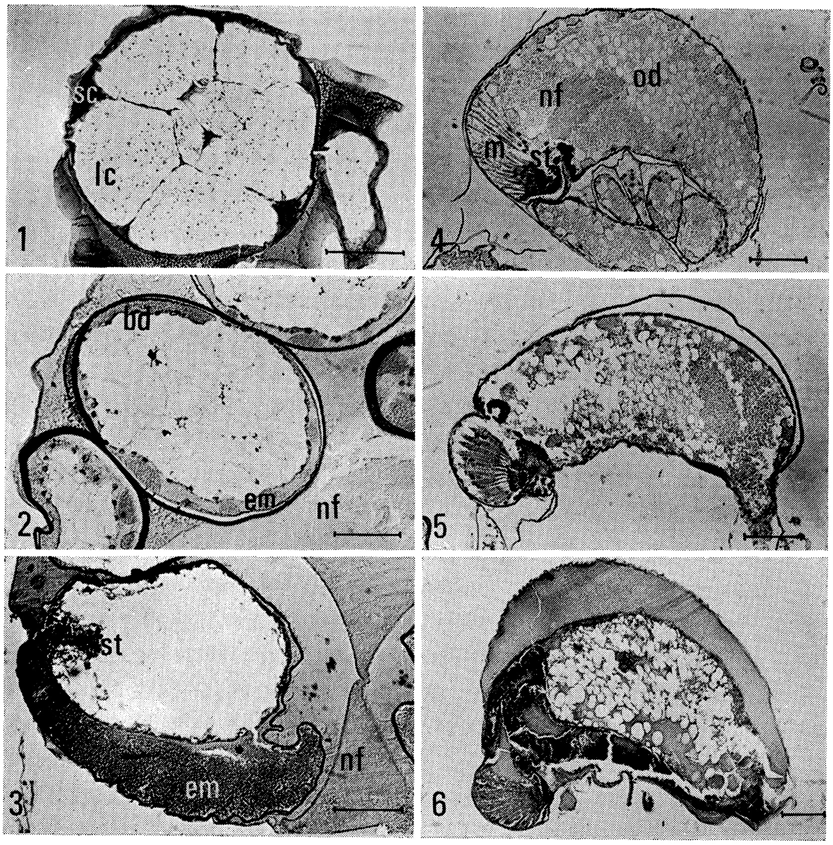

Fig. 4. Ingestion of the nutritive fluid by embryos and larvae in *Garypus japonicus*.

1: Early Stage 3. An embryo in 16 cell-stage consisting of 8 macromeres filled with oil drops and 8 micromeres without oil drops. No nutritive fluid appears in brood sac. Bouin-HE.

2: Middle Stage 3. Each embryo is surrounded by a serosa containing nutritive fluid. Brood sac is filled with free nutritive fluid of Phase I. Susa-CHP.

3: Late Stage 3. Serosa is liquefied. Brood sac is filled with free nutritive fluid of Phase I. Bouin-CHP.

4: Stage 4. A swollen embryo by ingestion of liquefied serosa and nutritive fluid of Phase I through the sucking mouth. Bouin-HE.

5: Stage 5. An unswollen larva. Bouin-HE.

6: Early Stage 6. A swollen larva by ingestion of nutritive fluid of Phase II through the sucking mouth. Bouin-HE.

bd: blastoderm, em: serosa, lc: macromere, m: muscle, nf: nutritive fluid, od: oil drop, sc: micromere, st: stomodaeum, CHP: chromhematoxylin-phloxine, HE: hematoxylin-eosin. scale: 100 μm.

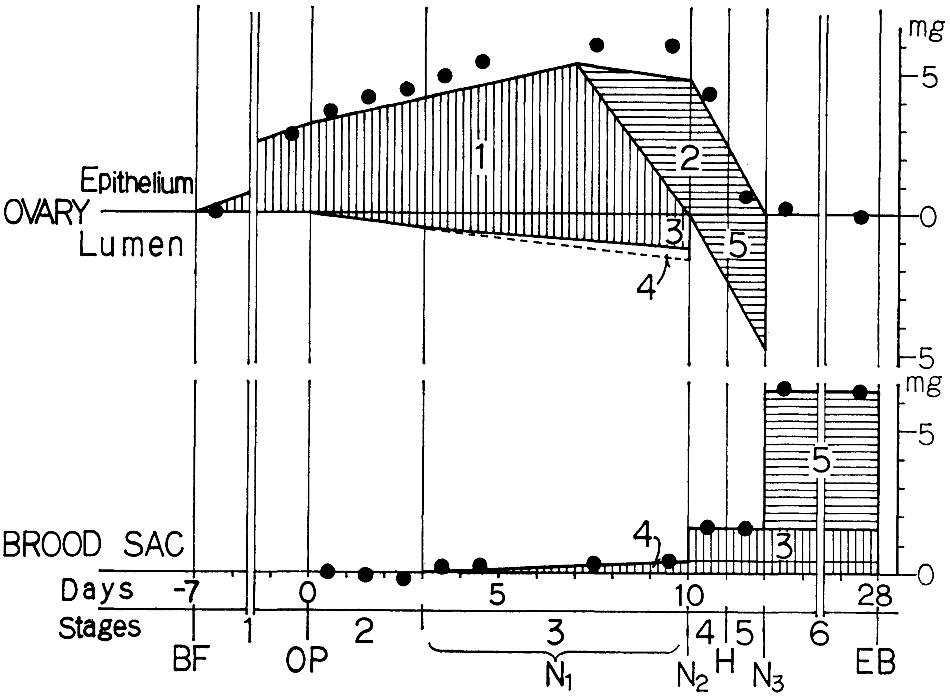

Fig. 5. A model on transformation and transportation of nutritive materials during breeding process in *Garypus japonicus*.

●: Weight of nutritive materials in an ovary (in both epithelium and lumen) or in a brood sac, found by subtracting the basal weight (a mean weight of the ovary just before Stage 1 or of the brood sac in early Stage 2) from the total weight of an ovary or a brood sac.

1: Secretory granules of Type I and Type II.

2: Secretory granules of Type III.

3: Nutritive fluid of Phase I accumulated in ovarian lumen during Stage 3 and then transported into brood sac (N_2).

4: Nutritive fluid of Phase I transported from ovarian lumen into brood sac during Stage 3 (N_1).

5: Nutritive fluid of Phase II accumulated in ovarian lumen during Stages 4 and 5, and then transported into brood sac (N_3).

Relationships among these nutritive materials should be summarized as follows:

$$1 \begin{cases} \nearrow 2 \longrightarrow 5 \\ \searrow \begin{cases} 3 \\ 4 \end{cases} \end{cases}$$

BF: beginning of brood nest-formation, EB: end of breeding, H: hatching, OP: oviposition.

4. 哺育第4および第5段階

第3段階に続く約2日の間に胚のふ化がおこる．したがってふ化以前（第4段階）は胚の，以後（第5段階）は幼生の哺育として区別されなければならない．しかしながら，栄養供給の様式はふ化に影響されないので，ここではこの2段階を併せて記述する．

卵巣腔中のすべての Phase I 液が育嚢へ送られると，卵巣腔は空になり，収縮する．続く約2日間は，育嚢への栄養液伝達が中断している．空になった卵巣腔へ，卵巣上皮細胞の細胞質をみたしている巨大な Type III 顆粒 (Fig. 3–6) の内容物が急速に移動し，それによって細胞は急速に収縮する (Fig. 3–7)．新たに卵巣腔に出現する栄養液は糖蛋白質を主として含むもの（Phase II 液：MAKIOKA, 1968）で，生時の色調は黄色である．この時期の終りには，卵巣上皮細胞中の栄養物質はすべて卵巣腔に移り，卵巣上皮はごく薄い膜状になる．この時期は，ふたたび腹部背腹筋の急激な収縮運動によって，卵巣腔中のすべての Phase II 液が急速に育嚢に送られることによって終る．

溶解した胚膜と育嚢中の Phase I 液を吸収した胚は，すぐ続いて卵巣から急激に押し出されてくる最後の Phase I 液を吸収する．その結果，胚は肥大し (Fig. 4–4)，その重さは第3段階の終りの約2倍，また第3段階のはじめの約3倍になる (Fig. 5–N_2)．肥大した胚は約1日後にふ化する (Fig. 4–5)．卵膜は胚の背側，すなわち育嚢の壁に接する付近で破れ（育嚢は破れない），幼生の頭胸部背面が卵膜外に出るが，付属肢原基および腹部原基の先端部近付はまだ卵膜内にある．幼生はふ化後約1日の間，口器の運動を継続するが，この間の育嚢中には栄養液は全くないので幼生は肥大しない．また幼生体内に気泡が入ることもない．

5. 哺育第6段階

第5段階の終りから，母虫と若虫が哺育巣を去るまでの約16日間である．

卵巣腔中のすべての Phase II 液が育嚢へ送られると，卵巣は収縮する (Fig. 3–8)．以後の卵巣では，すでに栄養物質の形成も伝達も行なわれず，分泌を終った上皮の退化と新上皮の形成，および若い卵母細胞の成長がはじまり，卵巣の活動が次の周期に入る準備が整えられてゆく (Fig. 2–D; 更新期卵巣, MAKIOKA, 1976)．

ふ化後約1日目の幼生は，母虫卵巣から急速に送り出された Phase II 液を直ちに吸収し，肥大する (Fig. 4–6)．吸収の経路および経過は，途中に卵膜が介在しないことを除けば，最後の Phase I 液の場合と同様で，幼生の色調は白色から黄色に変わる．幼生の重さは第5段階の終りの約3倍になる (Fig. 5–N_3)．この肥大の際に育嚢の壁は破れるが，幼生は卵膜の残骸の中に付属肢および腹部原基を挿入し，そのままの位置を保っている．肥大した幼生の吸収用口器はこの時期の間にしだいに退化する．幼生体内では中・内胚葉性器官を含む器官形成が進み，親と似た形の一令若虫 (protonymph) の形態が作られてゆく．この時期の終りに，幼生は脱皮して一令若虫となり，育嚢の残骸を離れて独立する．育嚢の残骸は直ちに母虫から脱落し，母虫は哺育巣の壁を破って去る．若虫は数日間哺育巣内にとどまった後，母虫の去った孔から外に出て分散する．

考察

イソカニムシの哺育様式の特徴は，他の多くのカニムシの場合と同様，栄養物質形成の場である卵巣と摂取の場である育嚢とが空間的に離れており，栄養物質は栄養液として濃縮された形で供給される点にある．この哺育現象は，互いに異質な下記の3つの現象が相互にバランスのとれた進行をすることに

よって成立するものと考えることができる.

第1の現象は，卵巣壁を構成する上皮細胞における一種の分泌活動である．上皮細胞は哺育第1段階から肥大しはじめ，第3段階の中頃に最大となる．以後第3段階の終りまでゆるやかに，第4および第5段階には急速に収縮して分泌開始前の大きさに近づく．この間，第1段階から第3段階の前半まではTypes I および II 顆粒の形成が，第3段階の後半には Type III 顆粒の形成がそれぞれ行なわれる．また，これらの分泌物は，第2および第3段階を通じて Types I および II 顆粒が，第4および第5段階を通じて Type III 顆粒が，それぞれ細胞から卵巣腔へ放出される．

以上の分泌現象のうち，細胞内での分泌物形成の過程には互いに異なる2つの様式が認められる．初期の Types I および II 顆粒の形成では，その進行とともに細胞は肥大し，特に第2段階以後には分泌物が継続的に細胞外に放出されているにもかかわらず細胞の肥大は続いている．すなわち，この様式は原料物質を細胞外（おそらく体液中）からとり入れながら分泌物を合成するものと考えられる．これに対して，後期の Type III 顆粒の形成では，その進行にともなう細胞の肥大は認められない．第3段階の後半には Type III 顆粒が急速に細胞内に蓄積するが，細胞外に放出されることはない．しかし，Types I および II 顆粒の放出は続いており，これにともなって細胞は収縮する．第4段階以後には Type III 顆粒の新たな形成はなく，顆粒が互いに癒合して巨大化する時期と考えられるが，これら巨大化した Type III 顆粒の細胞外への放出にともなって細胞は急速に収縮する．すなわち，この様式は細胞内の原料物質から分泌物を合成するものと考えられる．これら両様式の変換は第3段階の中頃に行なわれると思われる．一方，細胞外への分泌物放出の過程では，微小な Types I および II 顆粒の放出と巨大な Type III 顆粒の放出が区別されるが，これら両者の変換は，第3段階の終りに Phase I 液の急激な伝達によって卵巣腔が一旦空になる時を境としておこっている (Fig. 5).

第2の現象は，育嚢における胚および幼生による栄養液の摂取活動である．この活動は初期には胚膜によってゆるやかに継続的に，また後期には胚および幼生の吸収用口器によって急速に行なわれる．胚膜と吸収用口器とは，栄養液摂取のために発達したカニムシ類独特の胚器官であるが，これら両者の機能には著しい相違が認められる．胚膜は口器形成以前の初期胚において，必要な栄養液を摂取し貯えるもので，シンシチウムをなしている点で栄養物質蓄積の効率はよくなっていると考えられるが，栄養液の摂取方法は飲細胞運動によるものと思われ，摂取速度にはその故の限界がある．一方，吸収用口器は筋肉およびクチクラ板を備えた一種のポンプ器官で，その形成には高度の細胞分化が前提になると考えられる．したがって，この器官が嚢胚期以前に形成されることはおそらく不可能で，このような時間的な制約の故に，これに代るものとしての胚膜の存在意義があるものと思われる．すなわち，栄養液摂取の時期と様式は，少くとも直接には，発生の進行とそれに従って形成される摂取のための器官の性質によって決定されるもので，他の現象，たとえば栄養液分泌活動の進行に影響されているものとは考え難い．実際に，栄養液の分泌と摂取の両過程の間には，時期的にも様式的にも，顕著な対応関係は見られない (Fig. 5).

第3の現象は，卵巣から育嚢への栄養液の伝達活動である．この活動は，初期におけるゆるやかで継続的な伝達と，後期における急速で断続的な伝達と，きわめて対照的な2つの様式によって行なわれる．前者は，卵巣腔中の Phase I 液を第3段階を通じて育嚢へ送り続けるもので，このため育嚢はしだいに膨張するが，同時に卵巣腔も栄養液蓄積のために拡張を続けているので，この間の栄養液伝達速度は上皮細胞からの栄養液放出の速度よりも小さいことが知られ，したがって伝達速度を調節する機構の存在が推定される (Fig. 5–N_1)．一方，後者の伝達様式は，第3・第4段階の間および第5・第6段階の間のいずれもきわめて短時間に，卵巣腔中のすべての Phase I 液または Phase II 液を急速に育嚢に送

り出すものである (Fig. 5–N_2 および N_3).

栄養液伝達の様式と時期とは，栄養液摂取の様式と時期にきわめてよく対応している．また特に後期の急速な伝達は，上皮細胞からの栄養物質放出様式の変換の時期とよく対応して起っている (Fig. 5).

以上の3つの現象は，その起る場所，機構および様式のそれぞれ異なる互いに異質な現象と考えられるが，これらが互いに機能的および時間的な対応関係を保ちながら進行することによって，栄養液の形成および摂取の場所が遠く離れているような哺育の系において，母虫と胚または幼生の間の栄養連絡が成立し得るものと考えられる．しかしながら上述のように，栄養液形成の過程と摂取の過程との間には，機能的にも時間的にも直接の対応関係が乏しい．この両者の間に介在し，それぞれとの間に機能的あるいは時間的な対応関係を作り出しているものは栄養液伝達の過程であると考えることができる．

栄養液の分泌は卵巣上皮細胞で，また摂取は胚および幼生によって行なわれるのにくらべて，伝達活動を行なう形態学的な実体は複雑である．栄養液の伝達は，卵巣腔から育嚢にむかって一方向的に起るが，その直接の原動力は VACHON (1938) が示唆したように母虫の運動系によるものと考えられる．伝達を促進する力としては，卵巣そのものにほとんど能動的な収縮力が認められないことから，たとえば卵巣上皮細胞からの栄養液の分泌圧および腹圧の増加が考えられる．分泌圧は，腹圧が十分に高い時には伝達を促進する力として，また腹圧に対して伝達を抑制する何らかの力がより強力に働らく時には卵巣腔を拡張させる力として働らくであろう．初期のゆるやかな伝達においては，この両方の状態が適当な釣合いを保っているものと解釈することができる．恒常的な腹圧は哺育第1段階に最高で，以後は産卵および栄養液の伝達にともなって減少し，第6段階に最低であると考えられる．しかしながら，腹部背腹筋の収縮運動によって腹圧を一時的に高めることが可能で，産卵および後期の2度にわたる急激な伝達の際にみられる腹部の収縮運動は，これらの現象が主として腹圧の急激な増加にもとづいて起っていることを示している．一方，伝達を抑制する力としては，たとえば腹圧の減少，伝達に対する育嚢壁の反発力，あるいは急激な伝達に対する生殖肢の弁としての作用 (MAKIOKA, 1970) などが考えられる．これらの多くは，主として初期のゆるやかな伝達を保障する要因として作用し得るであろう．また，後期における伝達の中断（第4および第5段階）は，主として腹圧の減少にもとづくものと思われる．

栄養液伝達活動に対するこのような運動性の調節要因を支配する刺激性の調節機構については，その推側の基礎となり得る知見がほとんどない．おそらくその最初の信号は胚または幼生，あるいは初期には卵巣から出て，母虫の神経性および液性調節系を経由する複雑な経路をたどるものと考えられる．

本報におけるイソカニムシの哺育段階は，主として以上のような対応関係にもとづいて設定されているが，発生過程上の重要な変化（産卵およびふ化）にもとづいて，栄養供給の観点からは特に区分を要しないと思われる第1・第2段階および第4・第5段階を区別した．また第6段階は幼生の保育の時期で，厳密には哺育の後段階とするべきであるが*，他のカニムシではこの時期の後半に栄養供給の行なわれる例もある (WEYGOLDT, 1966) ので，これを哺育段階に含めた．

この哺育段階は十分なものではないかもしれないが，少なくともイソカニムシの哺育現象を理解する1つの手がかりとして有用であり，また今後，哺育現象に関する研究結果を記述する上で便利なものと思われる．

謝辞

イソカニムシの研究を筆者に命じられ，本研究の全期間にわたり常にあたたかいご指導を賜わった筑

---

* 先報 (MAKIOKA, 1968) では第6段階のはじめの5日間のみを第6段階とした．

波大学教授関口晃一博士に心から感謝申し上げる．また本種の種名同定の労をおとり下さり，かつ貴重な文献を貸与下された愛媛東雲短大教授森川国康博士に深甚の謝意を表する．

引用文献

BARROIS, J., 1896. Mémoire sur le développement des *Chelifer*. *Rev. Suisse Zool.,* **3**: 461–498.

LUBBOCK, J., 1861. Notes on the generative organs and on the formation of the egg in the Annulosa. *Phil. Trans. Roy. Soc.,* **151**: 595–627.

MAKIOKA, T., 1968. Morphological and histochemical studies on embryos and ovaries during the embryo-breeding of the pseudoscorpion, *Garypus japonicus*. *Sc. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku,* B, **13**: 207–227.

MAKIOKA, T., 1970. A temporary gonopodium in a pseudoscorpion, *Garypus japonicus*. Ibid., B, **14**: 113–120.

MAKIOKA, T., 1976. Alternative occurrence of two ovarian functions in the adult pseudoscorpion, *Garypus japonicus* BEIER. *Acta arachnol.,* **27**: 8–15.

METSCHNIKOFF, E., 1871. Entwicklungsgeschichte des *Chelifer*. *Z. wiss. Zool.,* **21**: 513–525.

VACHON, M., 1938. Récherches anatomiques et biologiques sur le réproduction et le développement des pseudoscorpions. *Ann. Sc. nat. Zool.,* **11**: 1–207.

WEYGOLDT, P., 1962. Entwicklung und Funktion der Embryonalhülle der Pseudoscorpione. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wien,* 1962: 447–452.

WEYGOLDT, P., 1964a. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen (Chelonethi). *Z. Morph. Ökol. Tiere,* **54**: 1–106.

WEYGOLDT, P., 1964b. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen II. Das Zweite Embryonalstadium von *Lasiochernes pilosus* ELLINGSEN und *Cheiridium museorum* LEACH. *Zool. Beitr. N. F.,* **10**: 353–368.

WEYGOLDT, P., 1965. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen III. Die Entwicklung von *Neobisium muscorum* LEACH (Neobisiinea, Neobisiidae). Mit dem Versuch einer Deutung der Evolution des embryonalen Pumporgans. *Z. Morph. Ökol. Tiere,* **55**: 321–382.

WEYGOLDT, P., 1966. Die Ausbildung transitorischer Pharynxapparate bei Embryonen. *Zool. Anz.,* **176**: 157–160.

WEYGOLDT, P., 1968. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen IV. Die Entwicklung von *Chthonius tetrachelatus* PREYSSL., *Chthonius ischnocheles* HERMANN (Chthoniinea, Chthoniidae) und *Verrucaditha spinosa* BANKS (Chthoniinea, Tridenchthoniidae). *Z. Morph. Ökol. Tiere,* **63**: 111–154.

WEYGOLDT, P., 1969. The Biology of Pseudoscorpions. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

WEYGOLDT, P., 1970. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen V. Das Embryonalstadium mit seinem Pumporgan bei verschiedenen Arten und sein Wert als taxonomisches Merkmal. *Z. Zool. Syst. Evol.,* **9**: 3–29.